Biogeografía y evolución de la biodiversidad en Guatemala, ¿qué nos ha contado el ADN?



Biogeography and evolution of biodiversity in Guatemala, what has DNA told us?

Jiménez, Rosa Alicia

Rosa Alicia Jiménez
jimenez.rosa@usac.edu.gt
Departamento de Biología General y Colecciones Zoológicas, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala; Museum of Vertebrate Zoology and Department of Integrative Biology, University of California, Berkeley, Guatemala

Revista Científica
Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala
ISSN-e: 2224-5545
Periodicidad: Semestral
vol. 30, núm. 1, 2021
almadariaga1@gmail.com

Recepción: 25 Mayo 2021
Aprobación: 04 Agosto 2021

URL: http://portal.amelica.org/ameli/jatsRepo/50/502283009/index.html

Resumen: El conocimiento de la biodiversidad de una región es fundamental para dirigir su conservación y manejo. La biogeografía y la evolución nos guían conceptualmente para estudiar la vida en un continuo espacial y temporal. El continuo espacial y temporal del que forma parte la biodiversidad de Guatemala, al ser parte del Istmo Centroamericano, determina características únicas. Asimismo, la historia geológica y climática de Guatemala ha generado una topografía compleja con múltiples tipos de ambientes, los cuales han sido dinámicos a lo largo del tiempo. Todo esto resulta en la presencia de un ensamble de linajes con ancestros que provinieron del norte o del sur, además de clados que han diversificado in situ. Aunque la biodiversidad del país aún es extensamente desconocida, el auge de la aplicación de herramientas moleculares abre las puertas para descubrir la rica diversidad genética de la biota de Guatemala. Nos permite también conocer más de su historia biogeográfica y evolutiva y avanzar del estudio de patrones al estudio de los procesos que generan y mantienen la biodiversidad local y regional. La investigación científica en estos temas es indispensable para que nos demos cuenta que la biodiversidad de Guatemala y del norte de Centroamérica es más rica de lo que podemos imaginar.

Palabras clave: Centroamérica, Conservación, Diversificación, Megadiverso, Neotrópico.

Abstract: Knowledge of the biodiversity of a region is essential to guide its conservation and management. Biogeography and evolution guide us conceptually to study life in a spatial and temporal continuum. The spatial and temporal continuum that the biodiversity of Guatemala is embedded in, as part of the Central American Isthmus, determines unique characteristics. Likewise, the geological and climatic history of Guatemala has generated a complex topography with multiple types of environments, which have been dynamic over time. The result is an assemblage of lineages with ancestors that came from the north or the south, as well as clades that diversified in in situ conditions. Although the biodiversity of the country is still largely unknown, the rise of the application of molecular tools opens the doors to discover the rich genetic diversity of the biota of Guatemala. It also allows us to learn more about its biogeographic and evolutionary history and move from the study of patterns to the study of processes that generate and maintain local and regional biodiversity. Scientific research on these topics



is essential for us to realize that the biodiversity of Guatemala and northern Central America is richer than we can imagine.

Keywords: Central America, Conservation, Diversification, Megadiverse, Neotropics.

Introducción

El estudio de la biogeografía y evolución de la biodiversidad utilizando datos moleculares avanza a pasos agigantados desde finales del siglo XX. El constante desarrollo tecnológico para secuenciar ADN permite abordar las preguntas de investigación desde nuevas perspectivas y algunas de ellas, finalmente con los datos más adecuados para ser respondidas. Además, el estudio de la biodiversidad con un enfoque molecular, brinda la oportunidad de estudiar los procesos que generan los patrones que ya han sido registrados y los nuevos que se van descubriendo. Guatemala alberga una gran biodiversidad, la cual aún es muy desconocida. Desde ya hace varios siglos se describe la diversidad morfológica que se encuentra en el país, sin embargo, los estudios moleculares recientes muestran que la diversidad a nivel genético es mucho mayor que lo que el tamaño del área geográfica de Guatemala nos hace predecir.

En este número especial de la Revista Científica de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia en conmemoración del 50 aniversario de la Escuela de Biología, quiero resaltar con este ensayo algunos patrones y procesos biogeográficos y evolutivos que se han descubierto en los últimos años gracias a la aplicación de técnicas moleculares en el estudio de los vertebrados de Guatemala. Además, a través de explorar preguntas científicas que podemos abordar para conocer más a fondo la biodiversidad de Guatemala, busco motivar a las futuras generaciones de biólogas y biólogos a continuar construyendo el conocimiento de este país altamente diverso. Iniciaré describiendo los conceptos básicos para favorecer la comprensión del tema. Continuaré resumiendo la historia geológica y climática de Guatemala, así como la riqueza topográfica y ambiental que ha resultado de esa historia. Luego abordaré el conocimiento que estamos obteniendo a partir de estudios moleculares de biogeografía y evolución de los vertebrados de Guatemala y finalizaré planteando ideas, que desde mi perspectiva, pueden guiarnos en el descubrimiento y conservación de la biota de Guatemala.

Contenido

Conceptos básicos

La biogeografía estudia cómo y por qué varía la biodiversidad sobre la superficie del planeta. Busca describir y comprender los patrones de distribución espacial de la variación en la naturaleza, desde ecosistemas hasta los genes (Lomolino, Riddle, Whittaker, & Brown, 2010). A nivel de ecosistemas podríamos pensar en preguntas tales como "¿cuál es el patrón espacial de distribución de los bosques secos?" o "¿qué procesos biológicos delimitan la distribución de la fauna de montaña?". A nivel de genes podemos estudiar "¿cómo varía la diversidad genética de determinada especie a lo largo de su área de distribución?" o "¿qué genes y procesos favorecen la adaptación local de una especie a lo largo de un gradiente climático?". Las preguntas que estudia la biogeografía la hacen ser un área de la ciencia muy integral, ya que incluye el conocimiento de diversas ciencias. Además, se fundamenta en colecta de datos actuales, así como históricos, resaltando la importancia y el incalculable valor de las colecciones biológicas depositadas en museos y datos asociados, las que permiten al estudiante del futuro tener acceso al registro original de la vida en tiempos pasados (Grinnell, 1910).

El estudio de la biogeografía y de la evolución está estrechamente conectado. Los patrones de distribución de las especies guiaron a Darwin y Wallace en su descubrimiento de la selección natural como un proceso que explica el origen de la diversidad biológica. Dos capítulos de "El Origen de las Especies" fueron dedicados a la

distribución geográfica de la vida. En estos capítulos se resaltan tres hechos importantes de la distribución de las especies: 1) la distribución actual de las especies no puede ser explicada únicamente por las condiciones físicas, 2) las barreras u obstáculos a la libre migración se relacionan con las diferencias en las especies de diferentes lugares, 3) las especies de determinado continente o mar están relacionadas (Darwin, 1859). Por su parte el trabajo de Wallace, quien es considerado pionero en el estudio de la biogeografía, plantea cómo se relaciona la distribución de la diversidad biológica con la geografía y la geología de la Tierra. En la publicación conocida como "Tratado de Sarawak", Wallace describe nueve hechos acerca de la distribución geográfica de la vida, los cuales le llevan a deducir que "cada especie ha llegado a existir coincidiendo tanto en el espacio como en el tiempo con una especie preexistente estrechamente relacionada" (Wallace, 1855).

La idea de la evolución por selección natural y la conexión de toda la vida en la Tierra a través de la descendencia común marcaron el nacimiento de una nueva forma de pensar. Tan importante es el pensamiento evolutivo que se considera a la evolución como el concepto central y unificador en la biología. Como Dobzhansky tituló un ensayo en 1973, "Nada en biología tiene sentido excepto a la luz de la evolución". La biología evolutiva es el área de la biología que se enfoca en el estudio de los procesos evolutivos que producen la diversidad biológica del planeta. Aclaro que al igual que en la biogeografía, esta diversidad biológica comprende desde ecosistemas hasta genes, no únicamente a nivel de lo que comúnmente se conoce como poblaciones o especies. Además de la selección natural, otros procesos como la deriva génica, mutación, flujo génico y selección sexual guían a la evolución biológica. La evolución biológica se define como cualquier cambio en los caracteres heredados de una población y que ocurre de una generación a otra (Zimmer & Emlen, 2016), aunque también se deben considerar los procesos como tasas de cambio, especiación y extinción (Bromham & Cardillo, 2019). Es importante reconocer que la evolución ocurre de manera continua a lo largo del tiempo, no únicamente en escalas temporales grandes. Al estudiar evolución y biogeografía investigamos los cambios hereditarios que ocurren en los seres vivos en el continuo del tiempo y el espacio.

Luego de haber mencionado los términos "patrones" y "procesos" es oportuno definirlos y resaltar su importancia en el estudio de la biodiversidad. El estudio de los patrones responde a la pregunta ¿cómo? y trata acerca de la detección de orden en la naturaleza. El estudio de los procesos responde a la pregunta ¿por qué? y trata con los mecanismos que generan y mantienen ese orden. Por ejemplo, podemos estudiar cómo se distribuye geográficamente la diversidad genética de una especie dada. Para esto podríamos secuenciar ADN y analizar cómo diferentes variantes genéticas se distribuyen en el espacio, estaríamos obteniendo como resultado un patrón. Pero si queremos realmente entender la diversidad biológica y así guiar su conservación, necesitamos también estudiar los procesos o mecanismos que dan como resultado dicho patrón. En tal caso, estaríamos preguntándonos ¿por qué existe determinado patrón geográfico de diversidad genética? Para responder a esta pregunta podríamos utilizar las secuencias de ADN que nos sugirieron el patrón, además de información geográfica y ambiental, y poner a prueba hipótesis de los procesos evolutivos y biogeográficos que podrían generar el patrón observado.

Historia geológica y climática de Guatemala

Guatemala se encuentra ubicada en la parte norte del Istmo Centroamericano, conectando los bloques continentales de América del Norte y América del Sur y separando los océanos Atlántico y Pacífico. Centroamérica ha conectado los dos bloques continentales desde hace aproximadamente tres millones de años (O'Dea et al., 2016). Sin embargo, ha sido un puente intermitente durante los últimos 70 millones de años como resultado de la colisión de las placas tectónicas norteamericana y del Caribe (Iturralde-Vinent, 2006). Biogeográficamente, Centroamérica se ubica en la zona de transición entre las regiones Neártica y Neotropical, actuando ya sea como un corredor, un filtro o una barrera para la dispersión de la biota del norte y del sur (Lomolino et al., 2010). Esta historia geológica y biogeográfica resulta en un área muy rica en diversidad biológica, la cual tiene afinidades biogeográficas con la de ambos bloques continentales.

Centroamérica es comúnmente dividida en dos regiones, las cuales se basan en características geográficas: Centroamérica Nuclear (Schuchert, 1935) y Centroamérica Baja (Bagley & Johnson, 2014). Centroamérica Nuclear se ubica entre el Istmo de Tehuantepec en el sur de México y la Depresión de Nicaragua en el sur de Nicaragua (Schuchert, 1935) (Figura 1) y es en esta región en donde se ubica Guatemala. El Istmo de Tehuantepec es un estrecho continental con un ancho de 200 km, un lugar donde los 2,000 m de elevación de las montañas de ambos lados disminuyen a colinas de 200 msnm. La estructura actual del Istmo de Tehuantepec es el resultado de tres episodios tectónicos que inician en el Mioceno Tardío (alrededor de 6 millones de años) y que continúan en el presente con subducción en el sur y extensiones en el norte (Barrier, Velasquillo, Chavez, & Gaulon, 1998). La Depresión de Nicaragua también representa un área de tierras bajas que separa montañas de 2,000 m de elevación en el centro de Nicaragua y de 1,770 m en el sur. La Depresión de Nicaragua emergió del mar desde el inicio del Pleistoceno (Schuchert, 1935). El Istmo de Tehuantepec y la Depresión de Nicaragua representan barreras que limitan el movimiento de la biota de montaña, lo que promueve la diversificación e incrementa los endemismos regionales.

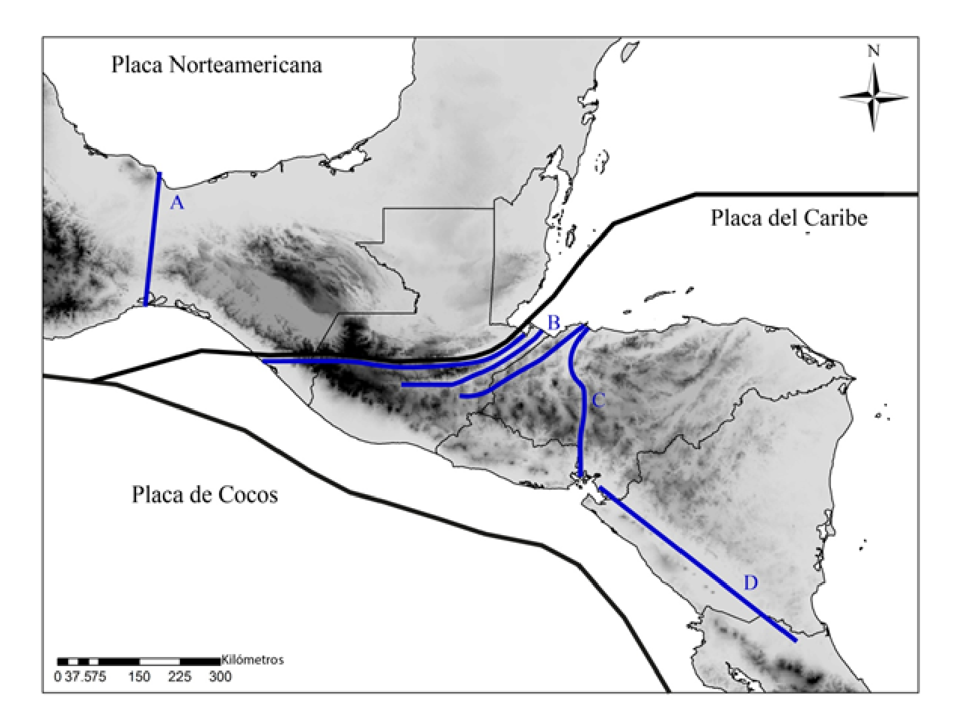


Figura 1. Ubicación geográfica de Centroamérica Nuclear. Centroamérica Nuclear está delimitada al norte por el Istmo de Tehuantepec (A) y al sur por la Depresión de Nicaragua (D). Las barreras biogeográficas reconocidas dentro de Centroamérica Nuclear son el Sistema de Fallas Motagua-Polochic-Jocotán (B) y la Depresión de Honduras (C). El mapa muestra en escala de grises la elevación, en el cual los tonos más claros representan elevaciones bajas y los más oscuros, elevaciones altas. Fuente de información: elevación descargada de WorldClim (Hijmans, Cameron, Parra, Jones, & Jarvis, 2005); barreras biogeográficas dibujadas en base a características geológicas de la región (Schuchert, 1935).

Centroamérica Nuclear se ubica sobre tres placas tectónicas: Norteamericana, del Caribe y de Cocos. Ese cimiento tectónico crea una topografía compleja con regiones de diferentes orígenes y edades. Mientras que algunas rocas en la región datan del Paleozoico, otras rocas volcánicas datan del Carbonífero y hay otras que emergen actualmente a la superficie a través de volcanes activos como el de Fuego, el de Pacaya y el Santiaguito. A esta historia de cambio geológico, se suma la historia de cambio climático, por ejemplo, los ciclos glaciales del Cuaternario. Existe evidencia que las tierras altas del occidente, como la Sierra de los Cuchumatanes, estuvieron cubiertas por hielo durante periodos glaciales (Schuchert, 1935; Iturralde-Vinent, 2006; Bergoeing, 2015). La dinámica geológica y climática ha creado el escenario perfecto para la diversificación in situ (Cano, Schuster, & Morrone, 2018; Barrios-Izás, 2020; Beza-Beza, Jiménez-Ferbans,

& McKenna, 2021), tanto a nivel regional como a nivel local, siendo Guatemala una pieza más en el continuo espacial y temporal de la evolución biológica.

Actualmente, se reconocen diferentes tipos de hábitats y ecosistemas en Guatemala (Castañeda, 2008). Estos ecosistemas son el resultado de las características físicas y geográficas del área. Las cadenas montañosas y volcánicas detienen las lluvias que llegan tanto del Océano Pacífico como del Mar Caribe, lo que genera regiones con diferentes grados de precipitación que dependen de su ubicación geográfica, a barlovento o a sotavento. Además, los cambios en elevación generados por las montañas y volcanes y la ubicación latitudinal en el trópico agregan a esta área un rango amplio de temperatura, el que a su vez es bastante estable a lo largo del año (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación [MAGA] Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza [CATIE] Estudios para la Prevención de Desastres [ESPREDE], 2001). La vida, dependiendo de su historia evolutiva y adaptaciones al ambiente, responde a las características ambientales (precipitación, temperatura, tipo de suelo). La respuesta de la vida a dichas características se refleja y se evidencia en su distribución espacial y en su diversidad a lo largo del tiempo. La interacción de todos los factores descritos en esta sección es lo que genera y mantiene tan alta diversidad biológica en Guatemala y Centroamérica.

Biogeografía y evolución de los vertebrados de Guatemala, descubrimientos a partir del ADN

Retomando las ideas anteriores, la diversidad biológica de Guatemala es el resultado de diferentes procesos geológicos, climáticos y biológicos. Además, representa un ensamble formado por linajes que provinieron de América del Norte y América del Sur, así como diversidad originada in situ a nivel regional y local. En otras palabras, la biodiversidad de Guatemala es el resultado de procesos históricos y contemporáneos que ocurren en un continuo espacial y temporal. Afortunadamente, las moléculas como los ácidos nucleicos, nos permiten explorar preguntas en diferentes escalas espaciales y temporales a través del diseño experimental adecuado para la pregunta de investigación, lo que incluye la escala espacial y temporal de muestreo y la selección de marcadores moleculares y análisis estadísticos. Para esto combinamos varias áreas de las ciencias biológicas, como la genética, la filogenética, la evolución y la biogeografía histórica y ecológica, entre otras.

La genética, al ser el área de la biología que estudia los genes, la variación genética y la herencia, aporta las bases para el estudio de los ácidos nucleicos, tal como el ADN (ácido desoxirribonucleico). En el caso particular de los vertebrados, se estudia tanto el ADN que se encuentra en el núcleo celular como en las mitocondrias. La información que el ADN de cada uno de estos orgánulos nos puede brindar es diferente. El ADN que se encuentra en el núcleo es diploide, es decir hay dos copias de cromosomas, una copia heredada de la madre y la otra copia heredada del padre. El ADN que se encuentra en la mitocondria es haploide, es decir solamente existe una copia, copia que es heredada de la madre. Estos patrones de herencia tienen implicaciones en tasas de mutación y de recombinación y, por lo tanto, resultan en evolución diferencial del ADN nuclear y del ADN mitocondrial. Los procesos biogeográficos y evolutivos que podemos inferir dependen de la fuente de ADN que estemos estudiando. Las diferencias se dan tanto en la escala espacial como en la escala temporal.

La historia biogeográfica de la biota de Centroamérica ha sido un tema de interés desde antes de la utilización de ADN para su estudio. La investigación inicialmente se enfocó en descubrir el origen y la dirección de movimiento de diferentes taxones, ya sea desde América del Norte a América del Sur o viceversa. Estudiando fósiles y la distribución de especies contemporáneas se ha propuesto que en mamíferos terrestres (Simpson, 1950) y peces de agua dulce (Miller, 1966), más grupos de origen norteamericano atravesaron el área y colonizaron América del Sur, mientras que para la mayoría de grupos sudamericanos la dispersión se detuvo en Centroamérica y no alcanzó el norte. El estudio de ADN y reconstrucción filogenética en aves ha permitido reportar un patrón opuesto para las familias Furnariidae y Thraupidae, para las cuales se ha propuesto que tuvieron origen en América del Sur; aunque para la familia Icteridae si se ha inferido que tuvo origen en América del Norte (Weir, Bermingham, & Schluter, 2009). Estos procesos de dispersión

y colonización de grupos taxonómicos grandes, en una escala evolutiva, marcan la pauta para el diverso ensamble de linajes que caracteriza a esta región.

Además del origen y direccionalidad de movimiento de la biota americana, otro de los aspectos de interés en investigación ha sido la temporalidad de dicho movimiento. Es decir, si el movimiento de la biota ocurrió antes, durante o después del cierre del puente centroamericano. Principalmente para los mamíferos, este tema se inició estudiando fósiles, lo cual se dificulta con otros grupos taxonómicos dada la ausencia de fósiles y es donde los análisis basados en información genética han abierto las puertas a este conocimiento. Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez (2013) subdividen los eventos de dispersión que han sido frecuentemente corroborados genéticamente en tres categorías: 1) los modelos del Arco-de-Islas y Proto-Antillas-GAARlandia que incluyen las conexiones continentales y movimientos bióticos que ocurrieron al final del Cretácico y al inicio del Paleoceno, 2) la colonización de las tierras bajas y tierras altas a través de un corredor terrestre que precedió a la formación del Istmo de Panamá hace 4–7 millones de años, 3) el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI, por sus siglas en inglés) que ocurrió hace 2.5–3.1 millones de años, durante el cual ocurrió movimiento bidireccional de diferentes grupos taxonómicos, entre ellos las aves y los mamíferos (Weir et al., 2009; Woodburne, 2010).

La biodiversidad de Centroamérica generalmente se delimita por el Istmo de Tehuantepec y el Istmo de Panamá. Estas regiones geográficas representan barreras naturales a la distribución de diferentes linajes, principalmente los que están restringidos a las montañas. La disminución o eliminación del flujo génico de los taxones que habitan a cada lado del Istmo de Tehuantepec se ha evidenciado en diferentes grupos de vertebrados (Barber & Klicka, 2010; Daza, Castoe, & Parkinson, 2010; Ordóñez-Garza et al., 2014). Además, estos estudios han informado acerca de la temporalidad en que estas barreras han tenido efecto en la divergencia, los cuales concuerdan en que la divergencia ha ocurrido en diferentes eventos, pero la mayoría de ellos concentrados entre el Mioceno y el Pleistoceno. A los procesos de diversificación que explican la rica biodiversidad de la región, se suman procesos de hibridación, introgresión, reticulación y especialización a diferentes elevaciones (Jiménez & Ornelas 2016; Mason et al., 2019; Méndez-Rodríguez et al., 2021), los cuales agregan complejidad en la historia evolutiva de las especies y se reflejan en alta diversidad genética y morfológica. La complejidad en la historia evolutiva ha ocurrido en respuesta a movimientos geológicos y cambios climáticos a lo largo del tiempo, lo que ha promovido tanto la diversificación como el contacto secundario de linajes previamente aislados.

Reduciendo el área geográfica y enfocándonos en Centroamérica Nuclear, del Istmo de Tehuantepec a la Depresión de Nicaragua, encontramos otras barreras geográficas internas que limitan el flujo génico y que promueven la diversificación (Daza et al., 2010, serpientes; Pérez Consuegra & Vázquez-Domínguez, 2015, mamíferos; Rovito & Parra-Olea, 2016, anfibios; Hofmann & Townsed, 2017; Gutiérrez-Rodríguez et al., 2021, reptiles; Rodríguez-Gómez, Licona-Vera, Silva-Cárdenas, & Ornelas, 2021, aves). Las barreras biogeográficas que se han sugerido para la región son el Sistema de Fallas Motagua-Polochic-Jocotán (MPJ) y la Depresión de Honduras (DH) (Figura 1). El Sistema de Fallas MPJ es parte de la zona de contacto entre las placas Norteamericana y del Caribe (Ortega-Gutiérrez et al., 2007) y la DH se extiende desde el norte, en el Mar Caribe, hacia el sur, en el Golfo de Fonseca (Schuchert, 1935). El Sistema de Fallas MPJ y la DH son valles secos que limitan el movimiento de especies de montaña. Por lo general, los tiempos de divergencia que resultan del efecto de estas barreras son más recientes, limitándose al Plioceno y Pleistoceno. El sorteo incompleto de linajes y el flujo génico son procesos frecuentemente reportados en estudios filogeográficos de la región, aunque la divergencia en aislamiento y posiblemente, adaptaciones locales, también juegan un papel importante en la historia evolutiva de la vida en Centroamérica Nuclear.

Las especies de vertebrados que habitan en las tierras bajas de Centroamérica presentan patrones de diversidad contrastantes con las especies que habitan en las zonas montañosas. Generalmente, hacia al norte, el Istmo de Tehuantepec no representa una barrera a la dispersión para estas especies (Smith et al., 2014; Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017). Aunque como siempre existen excepciones y el

Istmo de Tehuantepec también se ha reportado como una barrera en especies que habitan tierras bajas y elevaciones intermedias (Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2012; Ramírez-Barrera, Hernández-Baños, Jaramillo-Correa, & Klicka, 2018). Hacia el sur, las barreras que limitan la dispersión de las especies de tierras bajas son principalmente la Cordillera de Talamanca y el Istmo de Panamá. La Cordillera de Talamanca se encuentra desde el centro de Costa Rica hasta el noroeste de Panamá y es un complejo de montañas con historia geológicamente activa desde el Mioceno. El efecto de barrera de la Cordillera de Talamanca en la biodiversidad data principalmente del Plioceno (Daza et al., 2010). El papel que el Istmo de Panamá ha jugado en la diversificación es mucho más complejo y ha presentado pulsos de divergencia desde el Mioceno, ocurriendo un pulso muy importante en el Pleistoceno (Daza et al., 2010; Smith et al. 2014).

La diversidad genética a una escala espacial local y una escala temporal contemporánea es aún más desconocida que la diversidad genética regional e histórica. La falta de investigación a nivel local y la resolución de muestreo ambiental y genético que dichos estudios requieren están detrás de tal desconocimiento. Sin embargo, nuevas tecnologías de secuenciación empleadas en esfuerzos recientes de investigación empiezan a abrir las puertas al descubrimiento biológico local y contemporáneo. Por ejemplo, cinco áreas de endemismo de peces han sido propuestas para la cuenca Grijalva-Usumacinta, las cuales se encuentran anidadas dentro de la que se consideró previamente una sola área de endemismo (Elías et al., 2020). Además, se han desarrollado microsatélites para el estudio y conservación de anfibios, los cuales ya fueron utilizados en el estudio de diversidad genética de *Plectrohyla guatemalensis* y mostraron alta estructuración genética dentro de Guatemala (Zamora Jerez, 2014). Los esfuerzos de muestreo a escala fina en lugares no representados en colecciones científicas también están mostrando que en Guatemala aún se pueden encontrar especies nuevas para la ciencia y con el apoyo de estudios filogenéticos, se ubica a estas especies en el árbol de la vida, tal como lo demuestra el reciente descubrimiento de *Bolitoglossa qeqom* (Dahinten-Bailey et al., 2021). Estos estudios son indudablemente la base para futuras investigaciones de los procesos que originan y mantienen la biodiversidad.

Algunas ideas para el descubrimiento y conservación de la biota de Guatemala

En mi perspectiva, en la Escuela de Biología, debemos avanzar y dar el paso del estudio de patrones al estudio de procesos. Además, vincular diferentes escalas espaciales y temporales. Tomar esto en cuenta es muy importante al estudiar la biogeografía y evolución de la biota en Guatemala, además debemos reconocer que la vida no se rige por límites políticos y que Guatemala no es una isla, sino una pieza más de toda una región geográfica. Sin embargo, hacer esto no es nada trivial y requiere tener conocimientos de evolución y ecología para poder poner a prueba hipótesis fundamentadas en teorías y conocimiento científico previamente publicado. El fundamentar teóricamente nuestras investigaciones nos permitirá pasar de describir patrones a evaluar los procesos que originan y mantienen la biodiversidad. De esta manera guiaremos el avance del conocimiento científico a nivel internacional y a su vez, proporcionaremos la base científica que el desarrollo de estrategias de conservación y manejo requiere. El conocimiento científico de evolución y ecología también es fundamental para el diseño de evaluaciones de las estrategias de conservación y manejo que se ejecuten.

El conocimiento de la biogeografía y evolución de los distintos taxones que se encuentran en Guatemala es escaso a toda escala espacial y temporal, sin embargo, la escala local y contemporánea es la más deficiente. Con esto no quiero dar a entender que debemos enfocarnos en la escala local, dado que si no enmarcamos los estudios locales en la historia evolutiva de las especies podemos dar una mala interpretación a los resultados. Por ejemplo, es muy importante realizar estudios para describir la variación genética de las especies y su distribución espacial y a la vez, estudiar los procesos que expliquen esos patrones de variación. Estos procesos pueden ser la adaptación local, el flujo génico y la conectividad estructural y funcional en un paisaje determinado, procesos que ocurren en un continuo espacial y temporal. Estudios comparativos en las diferentes escalas también son necesarios para comprender qué procesos están involucrados en el origen y ensamblaje de la biota de Guatemala y qué influencia tienen los factores geológicos y climáticos en su diversificación.

Las oportunidades de realizar investigación biológica se incrementan continuamente. La disponibilidad de datos de libre acceso, tanto geográficos (e.g., Portal de Biodiversidad de Guatemala, https://serv.biokic.asu.edu/guatemala/portal/; GBIF, https://www.gbif.org/) como genéticos (e.g., GenBank, https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/) y morfológicos (e.g., iDigBio, https://www.idigbio.org/), abre la ventana de las posibilidades de responder preguntas científicas de interés nacional e internacional a muy bajo costo. Lo que se necesita es tener una mente creativa y el conocimiento teórico de evolución y ecología que nos permita plantear y diseñar las investigaciones. Además, estos datos permiten explorar nuevos métodos y análisis en investigaciones de ciencia básica y de ciencia aplicada. Por ejemplo, métodos de filogenética espacial, como análisis de diversidad filogenética y análisis de endemismos filogenéticos, han sido utilizados en otros países para la selección de áreas prioritarias de protección optimizando la conservación de la biodiversidad en determinado paisaje (Kling, Mishler, Thornhill, Baldwin, & Ackerly, 2018; Mishler et al., 2020).

Conclusiones

A través de este ensayo se buscó representar los principales patrones y procesos que explican el ensamble de linajes que conforman la biota centroamericana. Los ejemplos mencionados, acerca de investigaciones realizadas con los diferentes grupos taxonómicos de vertebrados, son una breve muestra y no representan una compilación exhaustiva. El principal interés era presentar un resumen del conocimiento que tenemos hasta el momento y dar una perspectiva de cómo se puede avanzar en la comprensión de la biodiversidad de Guatemala al estudiar su biogeografía y evolución utilizando datos moleculares. Queda mucho por descubrir de la biodiversidad de Guatemala y Centroamérica. Se debe avanzar y describir patrones para estudiar los procesos que explican el origen y el mantenimiento de la biodiversidad y además, tomar en cuenta que la biodiversidad ocurre en un continuo espacial y temporal. De esta manera se guiará de mejor manera el desarrollo de la investigación biológica en el país y el establecimiento de acciones de conservación y manejo efectivas. El 50 aniversario de la Escuela de Biología es un excelente momento para reflexionar y decidir en qué enfocar los esfuerzos durante los siguientes 50 años.

Agradecimientos

Agradezco el apoyo financiero del programa “Faculty for the Future” de la Fundación Schlumberger, así como el apoyo becario de la Universidad de San Carlos de Guatemala y el programa de becas Fulbright-LASPAU. Este apoyo me ha permitido ser parte del programa de doctorado en Biología Integradora en el Museo de Zoología de Vertebrados de la Universidad de California, Berkeley y de esta manera, he podido avanzar en el conocimiento de la biogeografía y evolución de la biodiversidad centroamericana y además, dedicarle tiempo a trabajar en este ensayo. Agradezco a la Comisión de Celebración del 50 Aniversario de la Escuela de Biología por la organización de actividades, incluyendo la publicación de una sección especial en la Revista Científica de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Agradezco al M.Sc. Pavel García por la revisión del manuscrito y al M.Sc. Pedro Pardo por la motivación para trabajar este ensayo. Agradezco a mi asesor de doctorado, Dr. Rauri Bowie, por enseñarme lo indispensable que es el estudio de los procesos para el avance de la ciencia y la comprensión y conservación de la diversidad biológica.

Referencias

Bagley, J. C., & Johnson, J. B. (2014). Phylogeography and biogeography of the lower Central American Neotropics: diversification between two continents and between two seas. *Biological Reviews*, *89* (4), 767–790.

Barber, B. R., & Klicka, J. (2010). Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *277*(1694), 2675-2681.

Barrier, E., Velasquillo, L., Chavez, M., & Gaulon, R. (1998). Neotectonic evolution of the Isthmus of Tehuantepec (southeastern Mexico). *Tectonophysics*, *287*(1-4), 77-96.

Barrios-Izás, M. A. (2020). Taxonomy of the weevil genus Plumolepilius Barrios-Izás & Anderson (Coleoptera: Curculionidae: Molytinae: Conotrachelini): new species from Central America. *Zootaxa*, *4768*(2), 151–192.

Bergoeing, J. P. (2015). *Geomorphology of Central America: A syngenetic perspective*. Amsterdam: Elsevier.

Beza-Beza, C., Jiménez-Ferbans, L., & McKenna, D. D. (2021). Historical biogeography of New World passalid beetles (Coleoptera, Passalidae) reveals Mesoamerican tropical forests as a centre of origin and taxonomic diversification. *Journal of Biogeography*, *48*(8), 2037-2052. doi:10.1111/jbi.14134.

Bromham, L., & Cardillo, M. (2019). *Origins of Biodiversity: An Introduction to Macroevolution and Macroecology*. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press.

Cano, E. B., Schuster, J. C., & Morrone, J. J. (2018). Phylogenetics of Ogyges Kaup and the biogeography of Nuclear Central America (Coleoptera, Passalidae). *ZooKeys*, *737*, 81–111.

Castañeda, C. (2008). Diversidad de ecosistemas en Guatemala. En: Consejo Nacional de Áreas Protegidas. *Guatemala y su biodiversidad*: *Un enfoque histórico, cultural, biológico y económico*. Documento técnico 67 (06-2008). Guatemala: Consejo Nacional de Áreas Protegidas.

Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. Londres: J. Murray.

Daza, J. M., Castoe, T. A., & Parkinson, C. L. (2010). Using regional comparative phylogeographic data from snake lineages to infer historical processes in Middle America. *Ecography*, *33*(2), 343-354.

Dahinten-Bailey, H., Serrano, M. J., Alonso-Ascencio, M., Cruz-Font, J. J., Rosito-Prado, I., Ruiz-Villanueva, K. J., ... & Ariano-Sánchez, D. (2021). A new species of Bolitoglossa (Caudata: Plethodontidae) of the *Bolitoglossa franklini* group from an isolated cloud forest in northern Guatemala. *Zootaxa*, *4966*(2), 202-214.

Elías, D. J., McMahan, C. D., Matamoros, W. A., Gómez - González, A. E., Piller, K. R., & Chakrabarty, P. (2020). Scale (s) matter: Deconstructing an area of endemism for Middle American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, *47*(11), 2483-2501.

Grinnell, J. (1910). The uses and methods of a research museum. *Popular Science Monthly,77*, 163-169.

Gutiérrez-García, T. A., & Vázquez-Domínguez, E. (2012). Biogeographically dynamic genetic structure bridging two continents in the monotypic Central American rodent *Ototylomys phyllotis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, *107*(3), 593-610.

Gutiérrez-García, T. A., & Vázquez-Domínguez, E. (2013). Consensus between genes and stones in the biogeographic and evolutionary history of Central America. *Quaternary Research*, *79*(3), 311-324.

Gutiérrez-Rodríguez, J., Zaldívar-Riverón, A., Solano-Zavaleta, I., Campbell, J. A., Meza-Lázaro, R. N., Flores-Villela, O., & Nieto-Montes de Oca, A. (2021). Phylogenomics of the Mesoamerican alligator-lizard genera Abronia and Mesaspis (Anguidae: Gerrhonotinae) reveals multiple independent clades of arboreal and terrestrial species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *154*, 106963.

Hernández-Canchola, G., & León-Paniagua, L. (2017). Genetic and ecological processes promoting early diversification in the lowland Mesoamerican bat *Sturnira parvidens* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *114*, 334-345.

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land area. *International Journal of Climatology*, *25*(15), 1965–1978.

Hofmann, E. P., & Townsend, J. H. (2017). Origins and biogeography of the Anolis crassulus subgroup (Squamata: Dactyloidae) in the highlands of Nuclear Central America. *BMC Evolutionary Biology*, *17*(1), 1-14.

Iturralde-Vinent, M. A. (2006). El Origen Paleogeográfico de la Biota de Guatemala. En: Cano, E. B (Ed.), *Biodiversidad de Guatemala Volumen I*. Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala.

Jiménez, R. A., & Ornelas, J. F. (2016). Historical and current introgression in a Mesoamerican hummingbird species complex: a biogeographic perspective. *Peer J*, *4*, e1556, 1-36. doi: 10.7717/peerj.1556.

Kling, M. M., Mishler, B. D., Thornhill, A. H., Baldwin, B. G., & Ackerly, D. D. (2018). Facets of phylodiversity: Evolutionary diversification, divergence, and survival as conservation targets. *Philosophical Transactions Royal Society B*, *374* (1763), 20170397.

Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Whittaker, R. J., & Brown, J. H. (2010). *Biogeography*. Massachusetts, EE. UU.: Sinauer Associates.

Mason, A. J., Grazziotin, F. G., Zaher, H., Lemmon, A. R., Lemmon, E. M., & Parkinson, C. L. (2019). Reticulate evolution in nuclear Middle America causes discordance in the phylogeny of palm-pitvipers (Viperidae: Bothriechis). *Journal of Biogeography*, *46*(5), 833-844.

Méndez-Rodríguez, A., Juste, J., Centeno-Cuadros, A., Rodríguez-Gómez, F., Serrato-Díaz, A., García-Mudarra, J. J., ... & López-Wilchis, R. (2021). Genetic introgression and morphological variation in naked-back bats (Chiroptera: Mormoopidae: *Pteronotus* species) along their contact zone in Central America. *Diversity*, *13*(5), 194. doi:10.3390/d13050194

Miller, R. R. (1966). Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia*, *4*, 773-802.

Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación, Centro Agronómico Tropical de investigación y Enseñanza. Estudios para la Prevención de Desastres. (2001). *Base de datos digital de la República de Guatemala a escala 1:250,000*. [Base de datos]. Recuperado de https://www.maga.gob.gt/download/basesdd-guate.pdf

Mishler, B. D., Guralnick, R., Soltis, P. S., Smith, S. A., Soltis, D. E., Barve, N., ... & Laffan, S. W. (2020). Spatial phylogenetics of the North American flora. *Journal of Systematics and Evolution*, *58*(4), 393-405.

O'Dea, A., Lessios, H. A., Coates, A G., Eytan, R. I., Restrepo-Moreno, S.A., Cione, A. L, ... & Jackson, JB (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, *2* (8), e1600883.

Ordóñez-Garza, N., Thompson, C. W., Unkefer, M. K., Edwards, C. W., Owen, J. G., & Bradley, R. D. (2014). Systematics of the *Neotoma mexicana* species group (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) in Mesoamerica: new molecular evidence on the status and relationships of *N. ferruginea* Tomes, 1862. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, *127*(3), 518–532.

Ortega-Gutiérrez, F., Solari, L. A., Ortega-Obregon, C., Elias-Herrera, M., Martens, U., Moran-Ical, S., ... & Schaaf, P. (2007). The Maya-Chortís boundary: a tectonostratigraphic approach. *International Geology Review*, *49*(11), 996-1024.

Pérez Consuegra, S. G., & Vázquez-Domínguez, E. (2015). Mitochondrial diversification of the *Peromyscus mexicanus* species group in Nuclear Central America: Biogeographic and taxonomic implications. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *53*(4), 300-311.

Ramírez-Barrera, S. M., Hernández-Baños, B. E., Jaramillo-Correa, J. P., & Klicka, J. (2018). Deep divergence of Red-crowned Ant Tanager (*Habia rubica*: Cardinalidae), a multilocus phylogenetic analysis with emphasis in Mesoamerica. *Peer J*, *6*, e5496. doi:10.7717/peerj.5496.

Rodríguez-Gómez, F., Licona-Vera, Y., Silva-Cárdenas, L., & Ornelas, J. F. (2021). Phylogeography, morphology and ecological niche modelling to explore the evolutionary history of Azure-crowned Hummingbird (*Amazilia cyanocephala*, Trochilidae) in Mesoamerica. *Journal of Ornithology*, *162*(2), 529-547.

Rovito, S.M., & Parra-Olea, G. (2016). Neotropical Plethodontid Biogeography: Insights from Molecular Phylogenetics. *Copeia*, *104*(1), 222–232.

Schuchert, C. (1935). *Historical geology of the Antillean-Caribbean region*. Nueva York, EE. UU.: John Wiley and Sons.

Simpson, G. G. (1950). History of the fauna of Latin America. *American Scientist*, *38*(3), 361–389.

Smith, B. T., McCormack, J. E., Cuervo, A. M., Hickerson, M. J., Aleixo, A., Cadena, C. D., ... & Brumfield, R. T. (2014). The drivers of tropical speciation. *Nature*, *515*(7527), 406-409.

Wallace, A. R. (1855). On the law which has regulated the introduction of new species. *Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology*, *16*(93) 184-196.

Weir, J.T., Bermingham, E. & Schluter, D. (2009). The great american biotic in-terchange in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences,106* (51), 21737-21742.

Woodburne, M. O. (2010). The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution*, *17*(4), 245–264.

Zamora Jerez, O. A. (2014). *Genetic diversity and distinctiveness of Plectrohyla guatemalensis* (*Anura*: *Hylidae*) *in Guatemala*. (Tesis de maestría). The University of Manchester, Inglaterra.

Zimmer, C., & Emlen, D. J. (2016). *Evolution*: *Making sense of life*. Colorado, EE. UU.: Roberts and Company.